

УДК 576.895.132

О ТОНКОМ СТРОЕНИИ МУСКУЛЬНЫХ КЛЕТОК НЕКОТОРЫХ ДИОКТОФИМАТ

Ю. К. Богоявленский и Л. М. Хаткевич

Гельминтологическая лаборатория АН СССР, Москва

Изучено микроскопическое строение соматической мускулатуры и особенности распределения нуклеиновых кислот в мускульных клетках представителей подотряда *Diocophymata*: *Diocophyme renale*, *Soboliphyme baturini*, *Eustrongylides mergorum* и *Hystrichis tricolor*. Исследования показали, что их соматическая мускулатура независимо от локализации представлена одним слоем эпителиально-мышечных клеток, состоящих из веретена, сумки и отростков и имеющих полимерный тип строения. Мускульные клетки изученных диоктофимат пронизаны фибрillами двух типов и окружены системой пограничных мембран.

Мускульные клетки стенок тела нематод, или, как их иначе называют, клетки соматической мускулатуры, так же как и другие ткани нематод, были впервые изучены и описаны у представителей крупных аскарид, главным образом у *Ascaris lumbricoides* и *Parascaris equorum*. Литературных данных о структуре мускульных клеток нематод из подотряда *Diocophymata*, Skrjabin, 1927 чрезвычайно мало. Некоторые сведения общего характера о структуре мускульных клеток *Diocophyme renale* (Goeze, 1782) имеются только в работах Читвудов (Chitwood, 1936; Chitwood B. and M., 1950). Клетки соматической мускулатуры других представителей диоктофимат с точки зрения их микроморфологии практически никем не изучались. Сравнительно-гистологических работ, посвященных изучению наличия и топографии нуклеиновых кислот в мускульных клетках нематод, относящихся к подотряду *Diocophymata*, в литературе мы не обнаружили. В связи с этим мы сочли целесообразным изучить микроскопическое строение и особенности распределения нуклеиновых кислот в мускульных клетках соматической мускулатуры у следующих представителей нематод подотряда *Diocophymata*: *Diocophyme renale* (Goeze, 1782); *Soboliphyme baturini* (Petrov, 1930); *Eustrongylides mergorum* (Rudolphy, 1809) и *Hystrichis tricolor* (Dujardin, 1845).

Нами изучены более 20 взрослых форм указанных представителей обоего пола. Гельминты фиксировались жидкостями Ценкера, Буэна и 10% формалином с последующим хранением в 5% формалине. Перед фиксацией паразиты разрезались на части. Материал проводился через метилбензоат с последующей заливкой в парафин. Срезы в 5—7 мк толщиной окрашивались по Маллори, гемалаун-эозином и железным гематоксилином по Гейденгайну.

В связи с тем что распределение нуклеиновых кислот у ряда животных организмов является систематическим признаком, мы сочли необходимым гистохимическим путем исследовать ДНК и РНК в мускульных клетках изученных нематод. ДНК и РНК изучались после фиксации паразитов в жидкости Ценкера и 10% формалине соответственно при помощи реакций Фельгена и Браше.

DIOCTOPHUME RENALE

Соматическая мускулатура *D. renale* характеризуется полимиарным типом строения. На поперечных срезах (вне зависимости от места изучения по длине тела гельминта) насчитывается около 110 мускульных клеток. Размеры клеток, однако, неодинаковы в различных частях тела паразита. Наиболее крупные клетки располагаются в средней и передней частях червя. Они вдаются в полость тела на 600—700 мк. В задней части тела паразита мускульные клетки не вдаются в полость более чем на 200 мк. Имеются также различия в строении веретена мускульных клеток в зависимости от места изучения.

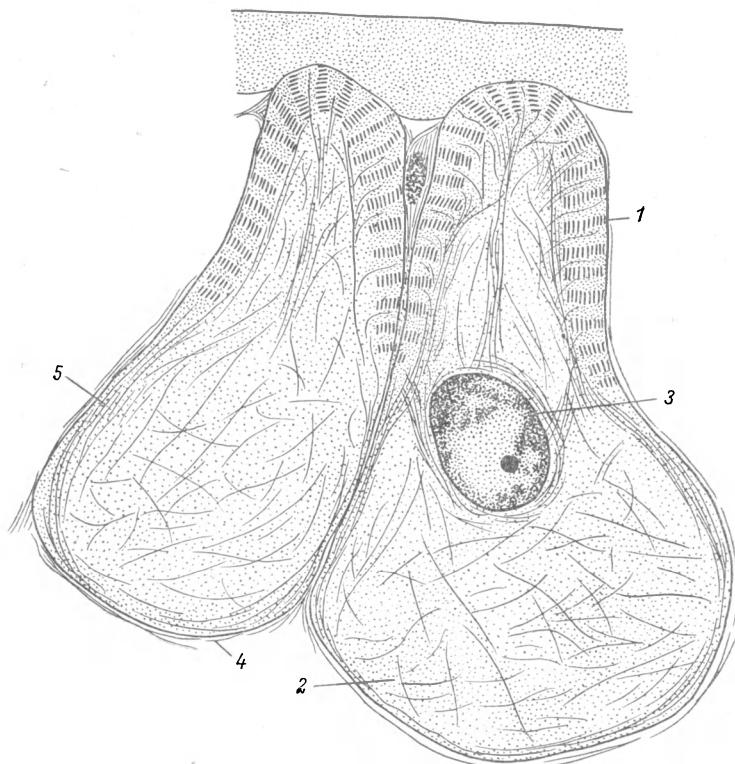


Рис. 1. Схематическое изображение мускульных клеток *Di-octophyme renale* на поперечном срезе.

1 — сократимая часть мускульной клетки; 2 — плазматическая часть мускульной клетки; 3 — ядро; 4 — система пограничных мембран; 5 — фибриллы.

Так, в передней части паразита миофибриллы занимают почти все веретено, так что на поперечных срезах мозговое вещество сократимой части мускульных клеток почти совсем не заметно. В средней части тела червя миофибриллы располагаются только в периферической части мускульного веретена, в результате чего мозговое вещество сократимой части мускульных клеток бывает сильно развитым (рис. 1). Мускульные клетки задней части червя по расположению миофибрилл занимают промежуточное положение. У них хорошо развито мозговое вещество веретена, но все же основную часть составляют миофибриллы.

Величина и структура мускульных клеток *D. renale* не меняются в зависимости от их расположения по отношению к гиподермальным валикам. Мускульные клетки *D. renale* имеют по одному толстому отростку, который, как и у *Ascaris lumbricoides* (Богоявленский, 1965), соединяется с соседними отростками, а иногда и с плазматическими сумками других клеток. Фибриллярный скелет мускульных клеток *D. renale*,

несмотря на их крупные размеры, развит относительно слабо. Мускульные клетки имеют 2 рода фибрилл, однако резкую морфологическую границу между фибриллами обоих родов провести трудно, так как они мало отличаются по толщине и одинаково окрашиваются. Критерием принадлежности их к тому или другому роду служит их топографическое расположение в клетке. Фибриллы первого рода выходят из отростков, где основная их масса проходит по его периферии, затем они пронизывают плазматическую сумку, также преимущественно концентрируясь по периферии и следуя в дальнейшем в мозговое вещество сократимой части клетки. Решетчатая корзинка в мускульных клетках *D. renale* не очень сильно развита. От нее к периферическим фибриллам и в мозговое вещество отходят тонкие пучки фибрилл. Фибриллы второго рода составляют крупнопетлистый ретикулум.

Величина ядер находится в прямой зависимости от размеров мускульных клеток. Наиболее крупные ядра можно констатировать в мускульных клетках, расположенных в средней части тела червя. Эти ядра имеют овальную форму. Их продольная ось достигает 215 мк. Продольная ось ядер мускульных клеток, находящихся в задней части гельминта, не превышает 90 мк. Расположение продольной оси ядер в мускульных клетках *D. renale* сильно варьирует. На препаратах можно видеть ядра, продольная ось которых параллельна мускульному волокну, перпендикулярна ему или лежит к нему под острым углом. Ядра мускульных клеток *D. renale* богаты хроматином и содержат по одному ядрышку. Система пограничных мембран хорошо развита. На некоторых препаратах можно видеть, что между соседними мускульными клетками располагаются ядроподобные образования, окруженные системой пограничных мембран.

Все ядра мускульных клеток *D. renale* интенсивно окрашиваются по Фёльгену. ДНК в виде небольших глыбок располагается в ядрах равномерно. РНК в ядрышках и плазматических мешках мускульных клеток выглядит в виде гомогенного, равномерного окрашивания.

SOBOLIPHUME BATORINI

Соматическая мускулатура *S. baturini* характеризуется полимиарным типом строения. По окружности червя насчитывается 68 мускульных клеток. Число мускульных клеток, а также структура не меняются в зависимости от их расположения в теле паразита. Наиболее глубоко (на 160—180 мк) в полость тела вдаются мускульные клетки, лежащие в средней части гельминта. В переднем и заднем концах червя они вдаются в полость тела на 120—150 мк. Мускульные клетки *S. baturini*, расположенные около гиподермальных валиков, не отличаются по величине и строению от мускульных клеток, лежащих на некотором расстоянии от них.

Большинство мускульных клеток имеют по одному отростку. Клетки, содержащие 2 отростка, встречаются довольно редко. Ширина сократимого веретена мускульных клеток *S. baturini* не превышает 50—55 мк. Ширина их плазматических сумок достигает 75—80 мк. Корковая (миофибриллярная) часть мускульных клеток *S. baturini* занимает почти все веретено, в результате чего на поперечных срезах мозговое вещество бывает незаметным (рис. 2).

Фибриллярный скелет мускульных клеток *S. baturini* развит сравнительно слабо. Фибриллы первого рода более или менее равномерно пронизывают плазматическую сумку и между миофибриллами проходят в субкутикулу. В мускульных отростках фибриллы располагаются по их периферии. От решетчатой корзинки, составленной из неодинаковой толщины фибрилл, к периферии сумки и в сократимую часть клеток отходят как отдельные фибриллы, так и их пучки. Фибриллы второго рода составляют широкопетлистый ретикулум.

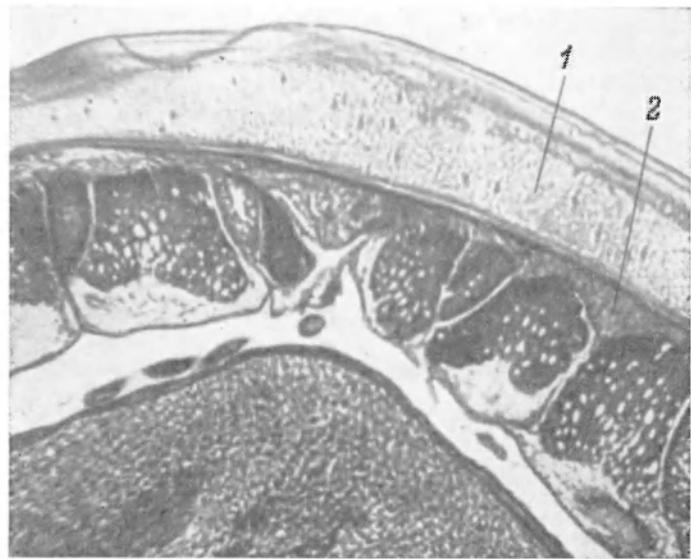


Рис. 2. Участок кожно-мускульного мешка *Soboliphyme baturini* (поперечный срез, Ценкер, Маллори, 80×).

1 — кутикула; 2 — субкутикула.

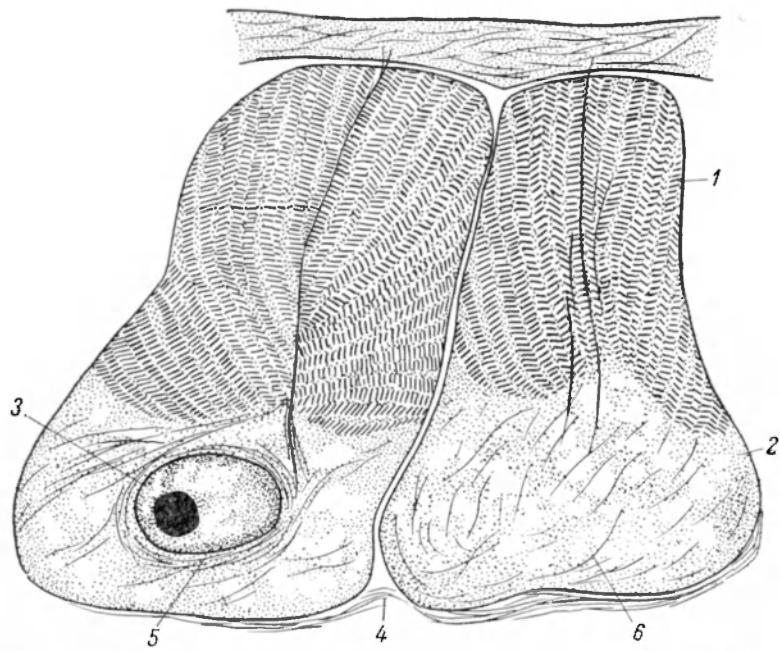


Рис. 3. Схематическое изображение мускульных клеток *Soboliphyme baturini* на поперечном срезе.

1 — сократимая часть мускульной клетки; 2 — плазматическая часть мускульной клетки; 3 — ядро; 4 — система пограничных мембран; 5 — решетчатая корзинка; 6 — фибриллы.

Ядра мускульных клеток имеют обычно овальную форму. Они не богаты хроматином и содержат по одному ядрышку. Продольная ось ядер, достигающая 45—50 мк, располагается, как правило, перпендикулярно продольной оси тела червя (рис. 3). Система пограничных мембран на препаратах, окрашенных по Маллори, хорошо заметна.

Ядра мускульных клеток *S. baturini* интенсивно окрашиваются реактивом Шиффа и более или менее равномерно заполнены глыбками ДНК. В ядрышке и плазматической части мускульных клеток РНК выявляется в виде небольших, слабо окрашенных пиронином равномерно лежащих глыбок.

EUSTRONGYLIDES MERGORUM

Соматическая мускулатура *E. mergorum* характеризуется полимиарным типом строения. По окружности червя располагается около 100 мускульных клеток. Количество и величина мускульных клеток одинаковы в различных участках тела червя. Размеры и структура мускульных клеток также не зависят от их расположения по отношению к продольным валикам.

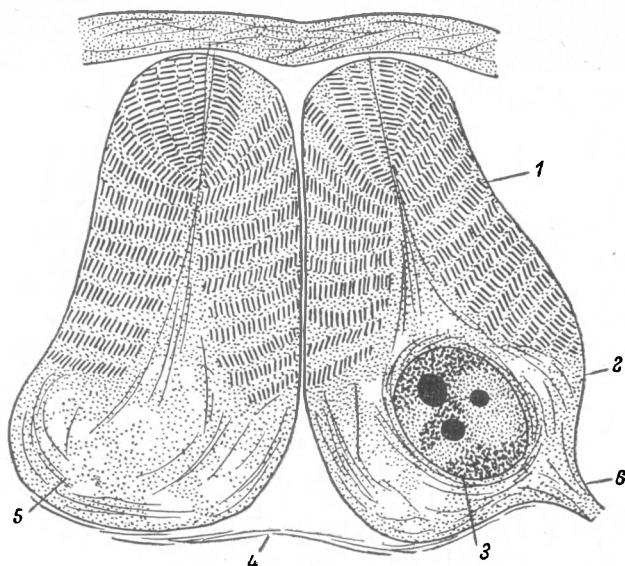


Рис. 4. Схематическое изображение мускульных клеток *Eustrongylides mergorum* на поперечном срезе.

1 — сократимая часть мускульной клетки; 2 — плазматическая часть мускульной клетки; 3 — ядро; 4 — система пограничных мембран; 5 — фибриллы; 6 — отросток мускульной клетки.

Как правило, каждая мускульная клетка описываемого гельминта имеет по одному отростку. Ширина веретена мускульных клеток колеблется от 15 до 20 мк. Ширина их плазматической сумки не превышает 30 мк. Сократимая часть мускульных клеток у данного вида, как и у *Ascaris lumbricoides*, состоит из корковой и мозговой субстанций. Корковая (миофибриллярная) субстанция занимает значительно большую часть веретена по сравнению с мозговой. Фибриллярный скелет мускульных клеток *E. mergorum* развит слабо (рис. 4). В мускульном отростке фибриллы занимают его центральную часть. В плазматической сумке большинство фибрилл располагается по ее периферии. Незначительное количество фибрилл из отростка направляется к окружающей ядро решетчатой корзинке. В мозговом веществе от общего пучка фибрилл отходят отдельные фибриллы, направляясь между миофибриллами в субкутикулу. Фибриллы, составляющие ретикулум клетки, очень тонкие и на препаратах обычно бывают плохо заметны.

Ядра мускульных клеток *E. mergorum* имеют овальную форму. Их продольная ось, достигающая 18 мк, располагается чаще всего под острым углом к продольной оси червя. Большинство ядер имеют по одному ядрышку, однако некоторые ядра мускульных клеток содержат по 3 или даже по 4 ядрышка. Система пограничных мембран у *E. mergorum* на препаратах выглядит в виде тонкой полоски.

Количество и топография ДНК в ядрах мускульных клеток у *E. mergorum* и *Soboliphyme baturini* идентичны. Слабо выраженная пиронифилия наблюдается в ядрышках и плазматической части мускульной клетки.

HYSTRICHIS TRICOLOR

Мускульные клетки стенок тела *H. tricolor* также характеризуются полимиарным типом строения. По окружности тела паразита располагается около 160 мускульных клеток. Их число не меняется в различных участках тела гельминта. Величина клеток, однако, неодинакова. Наиболее крупные клетки располагаются в средней и задней частях тела

черва, где они вдаются в полость на 85—100 мк. В переднем конце черва мускульные клетки не вдаются в полость более чем на 55—60 мк. Величина мускульных клеток не зависит от их расположения по отношению к продольным гиподермальным валикам. Мускульные клетки имеют по одному тонкому отростку. Ширина веретена клетки составляет 5—6 мк. Ширина их плазматической сумки достигает 35 мк. На поперечных срезах видно, что периферическую часть мускульного веретена составляют миофibrиллы, а его середину — мозговое вещество (рис. 5).

Фибрillлярный скелет мускульных клеток *H. tricolor* представлен тонкими малоцисленными фибрillами. Фибрillы первого и второго рода по толщине почти не отличаются друг от друга. Основные фибрillы равномерно пронизывают отросток и плазматическую сумку, затем переходят в мозговое вещество веретена и далее в субкутикулу. Решетчатая корзинка в мускульных

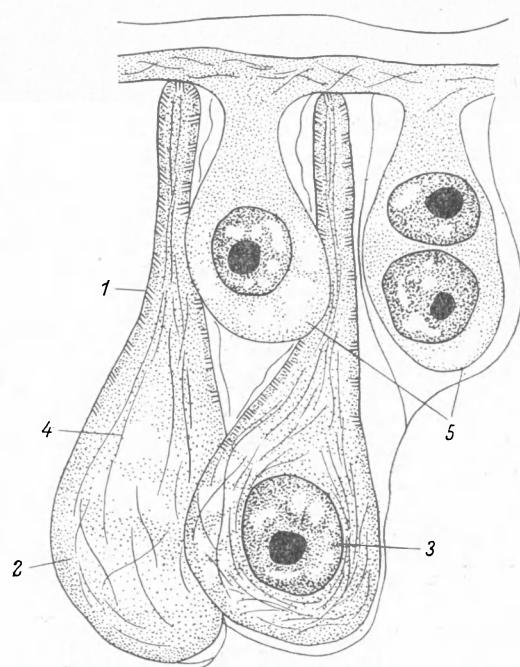


Рис. 5. Схематическое изображение мускульных клеток и гиподермальных выростов *Hystrichis tricolor* на поперечном срезе.

1 — сократимая часть мускульной клетки; 2 — плазматическая часть мускульной клетки; 3 — ядро; 4 — фибрillы; 5 — гиподермальные выросты с ядрами.

клетках представлена тонкими переплетающимися фибрillами, от которых отходят отдельные фибрillы к периферии сумки. Фибрillы второго рода, составляющие ретикулум, на препаратах, окрашенных железным гематоксилином по Гейденгайну, выглядят в виде широкопетлистой сети.

Ядра мускульных клеток *H. tricolor* имеют округлую или овальную форму. Они не богаты хроматином и содержат обычно по одному или по два ядрышка. Их продольная ось, достигающая 15 мк, чаще всего располагается перпендикулярно радиальной плоскости червя. Система пограничных мембран сравнительно слабо развита и на препаратах, окрашенных по Маллори, выглядит в виде тонкой синей каемки.

В ядрах мускульных клеток ДНК располагается равномерно. Все ядра по Фельгену окрашиваются интенсивно. В мускульных клетках РНК обнаруживается примерно в равной концентрации как в плазматической части клеток, так и в мозговом веществе сократимой их части. Ядрышки ядер мускульных клеток окрашиваются пиронином однородно.

АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши сравнительно-гистологические исследования показали, что так называемая соматическая мускулатура у всех изученных нами нематод подотряда *Dioctophyta* (независимо от их локализации) представлена одним слоем эпителиально-мышечных клеток, выстилающих внутреннюю часть субкутикулы. На срезах видно, что этот слой не сплошной, а прерывается продольными гиподермальными валиками, число которых у исследуемых видов неодинаково.

Каждая мускульная клетка исследуемых диоктофимат, как и у других ранее изученных нами нематод подотрядов *Ascaridata*, *Oxyurata*, *Spirurata*, *Filariata*, *Strongylata*, *Trichocephalata* (Богоявленский, 1965), состоит из веретена, сумки и отростков. Кроме того, в каждой мускульной клетке можно выделить, как это отмечал еще Шнейдер (Schneider, 1866) у аскарид, корковую (сократимую) и мозговую (плазматическую) субстанции. Корковое вещество находится только в мускульном веретене, образуя у большинства клеток его периферическую часть. Мозговое вещество содержится в сумке, в отростках и составляет центральную часть веретена.

Соматическая мускулатура всех исследованных нематод подотряда *Dioctophyta* имеет полимиарный тип строения. Мускульные клетки самцов и самок изученных диоктофимат построены одинаково.

На основании изучения и анализа препаратов можно считать, что соматические мускульные клетки нематод подотряда *Dioctophyta* имеют структурно более или менее сходную с аскаридатами систему фибрилл. Мы вполне согласны с Кульматицким (Kulmatycki, 1922), который в мускульных клетках *Parascaris equorum* подразделял эту систему на 2 рода. К первому роду фибрилл (или к основным) мы, как и Кульматицкий, относим те фибриллы, которые пронизывают как тело клетки, так и ее отростки, а к фибриллам второго рода — фибриллы, находящиеся только в теле клетки. Первые из них более мощные. У всех изученных нами видов диоктофимат можно наблюдать, как эти фибриллы выходят из отростков мускульных клеток, пронизывают плазматическую сумку и затем между миофибриллами сократимой части клетки направляются к субкутикуле, пересекают базальную мембрану кутикулы, а затем в базальном слое кутикулы образуют своеобразную сеть, тем самым закрепляясь в более плотной кутикуле.

Фибриллы первого рода располагаются по периферии плазматической сумки мускульных клеток, от которых в сторону ядра отходят как отдельные фибриллы, так и пучки, и входят в соприкосновение с густой фибриллярной сетью, окружающей ядро. Эту сеть по аналогии со сходной структурой в мускульных клетках аскаридат мы также именуем решетчатой корзинкой. К фибриллам второго рода мы относим тонкие ветвящиеся фибриллы, которые в виде сети более или менее равномерно пронизывают плазматическую сумку и мозговое вещество сократимой части мускульных клеток. Мы полностью присоединяемся к мнению Мюллера (Mueller, 1929), который считал, что упомянутая сеть, обнаруженная им у разных нематод и названная ретикулумом, не имеет геометрической правильности. Мы не сомневаемся в том, что ретикулум служит для поддержания формы мускульных клеток.

На основании собственных данных, а также работ Гинца (Hinz, 1963), Райта (Wright, 1964), Реджера (Reger, 1964) и Розенблюта (Rosenbluth, 1965) мы полагаем, что видимые в световом микроскопе пластиинки корковой части мускульных клеток представляют собой отдельные миофибриллы. Каждая миофибрилла в свою очередь включает в себя большое количество

протофибрилл. Между миофибриллами в корковой части располагаются опорные фибриллы.

В мозговом веществе мускульных клеток исследуемых диоктофимат помимо вышеописанных фибрилл находятся многочисленные митохондрии.

Как каждая мускульная клетка, так и весь слой соматической мускулатуры у изученных видов диоктофимат, как и у аскаридат (Богоявленский, 1965), окружены оболочкой, состоящей из 7—10 мембран, которую мы считаем целесообразным именовать системой пограничных мембран.

Анализ распределения ДНК в мускульных клетках диоктофимат показал, что ядра их окрашиваются наиболее интенсивно по сравнению с ядрами других ранее изученных нами нематод подотрядов *Ascaridata*, *Oxyurata*, *Spirurata*, *Filariata*, *Strongylata*, *Trichocephalata* (Богоявленский и Дрыночкина, 1965). Наши данные указывают на то, что при применении реакции Фельгена интенсивность окраски ядер нематод реагентом Шиффа (что при более или менее равных по величине ядрах показывает относительное количество в них ДНК) может служить в какой-то мере систематическим признаком, характеризующим тот или иной подотряд. Исследование количества и распределения РНК у описанных представителей подотряда *Dioctophymata* показало, что их мускульные клетки бедны РНК, где она локализуется в плазматической части клеток и в ядрышке. Интенсивность окраски пиронином не зависит от систематического положения паразита, а по-видимому, связана с физиологическим состоянием организма.

Л и т е р а т у р а

Богоявленский Ю. 1965. О тонком морфологическом и гистохимическом строении мускульных клеток некоторых аскаридат. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 15 : 33—44.

Богоявленский Ю. и Дрыночкина З. 1965. Сравнительно-гистохимическое изучение ДНК в тканях кожно-мускульного мешка некоторых паразитических нематод. Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР, 15 : 55—59.

Chitwood B. 1936. Observations on the chemical nature of cuticle of *Ascaris lumbricoides* var. suis. Proc. Helminthol. Soc. Wash., 3 : 39—49.

Chitwood B. and Chitwood M. 1950. An introduction to Nematology. Section 1. Anatomy : 28—53.

Hinz E. 1963. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Parascaris equorum* (Integument, Isolationsgewebe, Muskulatur und Nerven). Protoplasma, 56 (2) : 202—241.

Kulmatycki W. 1922. Bemerkungen über den Bau einiger Zellen von *Ascaris megalocephala* mit besonderer Berücksichtigung des sogenannten Chromidialapparates. Arch. Zellforsch., 16 : 473—550.

Muelle J. 1929. Studies on the microscopical anatomy and physiology of *Ascaris lumbricoides* and *Ascaris megalocephala*. Z. Zellforsch., 8 : 361—403.

Reger J. 1964. The fine structure of the Fibrillar Network and Sarcoplasmic Reticulum in Smooth Muscle Cells of *Ascaris lumbricoides* (var. suum). J. Ultrastructure Res., 10 (1—2).

Rosenbluth J. 1965. Ultrastructure of somatic muscle Cells in *Ascaris lumbricoides*. II. Intermuscular junctions, neuromuscular junctions and glycogen stores. J. Cell. Biol., 26 (2) : 579—591.

Schneider A. 1866. Monographie der Nematoden, Berlin : 1—357.

Wright K. 1964. The fine structure of the somatic muscle cells of the nematode *Capillaria hepatica* (Bancroft, 1893). Canad. J. Zool., 42 (3) : 483—490.

ON FINE STRUCTURE OF MUSCULAR CELLS IN SOME DIOCTOPHYMATA

Yu. K. Bogojavlensky and L. M. Khatkevich

S U M M A R Y

Microscopic structure of somatic musculature and distribution of nucleic acids in muscular cells of members of *Dioctophymata* (*Dioctophyme renale*, *Soboliphyme baturini*, *Eustrongylides morgorum* and *Hystrichis tricolor*) have been studied. Researches have shown that their somatic musculature, whatever its localization, is represented by one layer of epithelial-muscular cells consisting of spindle, bursa and processes of the polymyarian type. Muscular cells of studied dioctophymates are pierced with fibrilles of two types and are enclosed by a number of border-line membranes.